云 南 植 物 研 究 2000，22（2）：143～147
Acta Botanica Yunnanica

中国特有属牛筋条属的花粉形态与其系统位置*

周丽华，韦仲新，吴征镒
（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

摘要：从发育的角度研究了中国特有单种属 *Dichotomanthes* Kurz 及与其系统学研究有关的外类群 *Prinsepia utilis* 的花粉形态，扫描电镜观察显示 *Dichotomanthes* 花粉粒自脱离四分体胼胝质膜开始至成熟二核花粉粒不同发育时期，花粉形态和外壁纹饰未见变化，仅花粉体积随成熟度增加而有所增大。而 *Prinsepia utilis*，其花粉粒刚脱离四分体时形状和成熟花粉明显不同，成熟花粉极面观为三裂圆形，赤道面观为圆形，外壁具清晰的平行条纹，但幼嫩花粉粒的形状很特别，极面观为深三裂圆形，赤道面观亦见花粉在两条沟之间下陷而沟部外突，明显为角萌发孔花粉，且花粉体积较成熟者小，而外壁纹饰同成熟者相比无根本性差异。前述两种植物花粉在不同成熟期体积有明显差异，而外壁纹饰在不同成熟期不存在质的变化并相对稳定，说明花粉外壁纹饰这一性状在蔷薇科中具有较为重要的分类学意义。*Dichotomanthes* Kurz具典型 Rosaceae 花粉的三孔沟结构，外壁具条纹－穴状纹饰。将其孢粉学特征同 Rosaceae 4 个亚科有关类群的同类资料相比较，并结合其它形态解剖与细胞学等研究结果，支持将 *Dichotomanthes* 置入 Maloideae 下而不赞同将其另立亚科或置于 Prunoideae 之下。此外，由于 *Prinsepia utilis* 的花粉在其发育初期具角萌发孔花粉，与 Cunoniaceae 下的两个类群 *Geissois montana* 和 *Cunonia capensis* 具有相同的特征，故花粉形态特征在一定程度上支持 Rosaceae 可能和虎耳草目中的 Cunoniaceae 有一定系统学联系的观点。

关键词：牛筋条属；花粉形态；系统位置；扁核木
中图分类号：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2000)02－0143－06

Pollen Morphology and Systematic Position of the Chinese Endemic Genus *Dichotomanthes*（Rosaceae）

ZHOU Li－Hua，WEI Zhong－Xin，WU Zheng－Yi
（*Kunming Institute of Botany*，*The Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204）

Abstract：Pollen morphology of the Chinese monotypic genus *Dichotomanthes* and its out－group *Prinsepia utilis* were investigated from the point of view of pollen development. The SEM observation revealed that there is not any change in morphology and sculpture of pollen grains from the young pollen grain seperated from callose of tetraspore to the mature pollen grain in *Dichotomanthes tristaniaecarpa*. Only the volume of pollen grain increased with maturity. In *Prinsepia utilis*，however，the appearance of pollen grains in young and mature stage varied a great deal. The mature pollen grains

* 基金项目：中国科学院生物科学与技术研究特别支持费、中国科学院资环局 KZ951－AI－104－03－03 项目资助课题
收稿日期：1998－11－02，1999－03－01 接受发表

are amb 3－lobed circular，equatorial outline shaped as spheroidal，exine sculpture with parallel striate. The young ones，however，have a rather special appearance：amb 3－deep lobed circular and with the angulaperturate. The volume of pollen grain is much smaller than the mature with grains. Yet the exine sculpture is not very different between young and mature pollen grains. In these two species of Rosaceae，both show obvious variation in pollen volume between young and mature grains，but not much difference in exine sculpture. This reveals that the scupture date are one of the more reliable and stable characters compared with the pollen grain size. *Dichotomanthes* has the typical tricoporate pollen in Rosaceae. The exine structure is striate-foveolate，and the pollen exine can be divided into tectume，columellae and foot-layer. Comparing the palynological data with the four subfamilies under Rosaceae，together with the morphology and cytology data，we approve treating *Dichotomanthes* as a primitive genus in Maloideae，but reject placing it in Prunoideae or isolating it as a subfamily. In addition，since *Prinsepia utilis* has angulaperturate pollen grains in the early stage of pollen development and shars the same character with two taxa *Geissois montana* and *Cunonia capensis* under Cunoniaceae，the pollen morphological data supports the viewpoint that Rosaceae may have a systematic relationship with Cunoniaceae under Saxifragales.

Key words：*Dichotomanthes*；Pollen morphology；Systematic position；*Prinsepia utilis*

Dichotomanthes Kurz 是中国特有单种属，作为蔷薇科系统演化研究的一个关键类群其系统位置长期存在争议。Kurz（1873）首次发表时将它置于千屈菜科（Lythraceae），但 Hemsley（1886）整理中国植物名录时将它改录蔷薇科置于 Prunoideae 之下与 *Pygeum* 相近。由于具有上位子房一心皮特性，使其在花期与 Prunoideae 相近。但在果期，花萼筒（Hypanthium）肉质膨大将单心皮形成的骨质结构包围在内，使其在果期形态近似 Maloideae 的成员。鉴于此，其系统位置除归属于 Prunoideae（Rehder，1915；Hemsley，1886）和 Maloideae（俞德浚，1984，1974；Challice，1981；Hutchinson，1964）外，有观点将其另立亚科 Dichotomanthoideae（Takhtajan，1997；Gladkova，1972，1969）。在前人研究的基础上，为寻求多学科证据解决 *Dichotomanthes* 的系统学问题，我们对本属及其相关类群进行了孢粉学研究，以期从孢粉学角度提供解决 *Dichotomanthes* 系统关系的线索。

1 材料和方法

材料 本研究所使用的材料由作者采自野外。凭证标本现存 KUN。详细资料见表 1。

表 1 孢粉学研究材料及凭证标本一览表

Table 1 List of materials and voucher specimens for palyrological study

Taxon	Voucher speciemen	Location
Dichotomanthes tristaniaecarpa var. *glabra*	Zhou Li－hua 160	Simao，Yunnan 1500 m
Dichotomanthes tristaniaecarpa	Zhou Li－hua 139	Kunming，Yunnan 1900 m
Prinsepia utilis	Zhou Li－hua	Lijiang，Yunnan 3200 m

方法 选取 *Dichotomanthes tristaniaecarpa* f. *glabra* 的成熟花用于花粉提取和制备；选 *Dichotomanthes tristaniaecarpa* 和 *Prinsepia utilis* 处于不同发育时期的花器官，首先在解剖镜下选择雄蕊内花粉粒处于刚从胼胝质中游离而出的幼嫩花与具成熟花粉粒的成熟花分别存放待用。

花粉制备采用 G. Erdtman 醋酸酐分解法。处于不同发育时期的花粉分别经酸解处理后，首先制作花粉装片，在光学显微镜下观察花粉形状，萌发孔及外壁纹饰，测量花粉极轴和赤道轴的长度，取15粒花粉平均值，以最小值至最大值表示变异幅度。花粉形态描述按照王伏雄等（1991）的术语进行。扫描电镜样品制备方式为：经分解的花粉以蒸馏水洗涤两次，然后用30%至100%酒精逐级脱水，最后将酒精花粉混合液滴于样品台上，喷金后于 KYKY Amray－1000B 型电镜下观察照相，照相时使用的加速电压为30kV。

2　观察结果

Dichotomanthes tristaniaecarpa f. **glabra**　花粉近球形，大小为中型。极轴 26.29（21.93～30.35）μm，赤道轴 24.43（18.11～29.33）μm，极轴和赤道轴的比值为1.08。极面观三裂圆形，赤道面观近圆形。具三孔沟，内孔常为长方形。沟较长，两端较窄。外壁纹饰为条纹－穴状。主要形态特征见图版Ⅰ：1～2。

Dichotomanthes tristaniaecarpa　花粉长球形，大小为中型。成熟花粉极轴 27.62（26.01～30.6）μm，赤道轴 23.64（22.19～24.74）μm，极轴和赤道轴的比值为1.16。极面观三裂圆形，赤道面观近圆形。具三孔沟，内孔常为长方形。沟较长，两端较窄，主要形态特征见图版Ⅰ：3～4。外壁纹饰为细条纹－穴状（图版Ⅰ：10），同时可见花粉外壁明显分化为覆盖层和柱状层（图版Ⅰ：11）。经扫描电镜下观察较多花粉粒，除幼嫩花粉体积较成熟者小外，其余特征在不同成熟度的花粉中均相同。

Prinsepia utilis　刚从四分体胼胝质中游离出的幼嫩花粉与成熟花粉相比较，幼嫩花粉体积较小，极面观为深三裂圆形（或蝶形），赤道面观近椭圆形，具角萌发孔；成熟花粉长球形，极轴 28.10（25.50～30.25）μm，赤道轴 26.75（24.99～29.33）μm，极轴和赤道轴的比值为1.05，极面观为三裂圆形，赤道面观近圆形。具三孔沟，内孔常为长方形，沟较长，两端较窄，但外壁纹饰在幼嫩花粉与成熟花粉粒中无差异，均为条纹状（图版Ⅰ：5～6，7～9））。

3　讨论

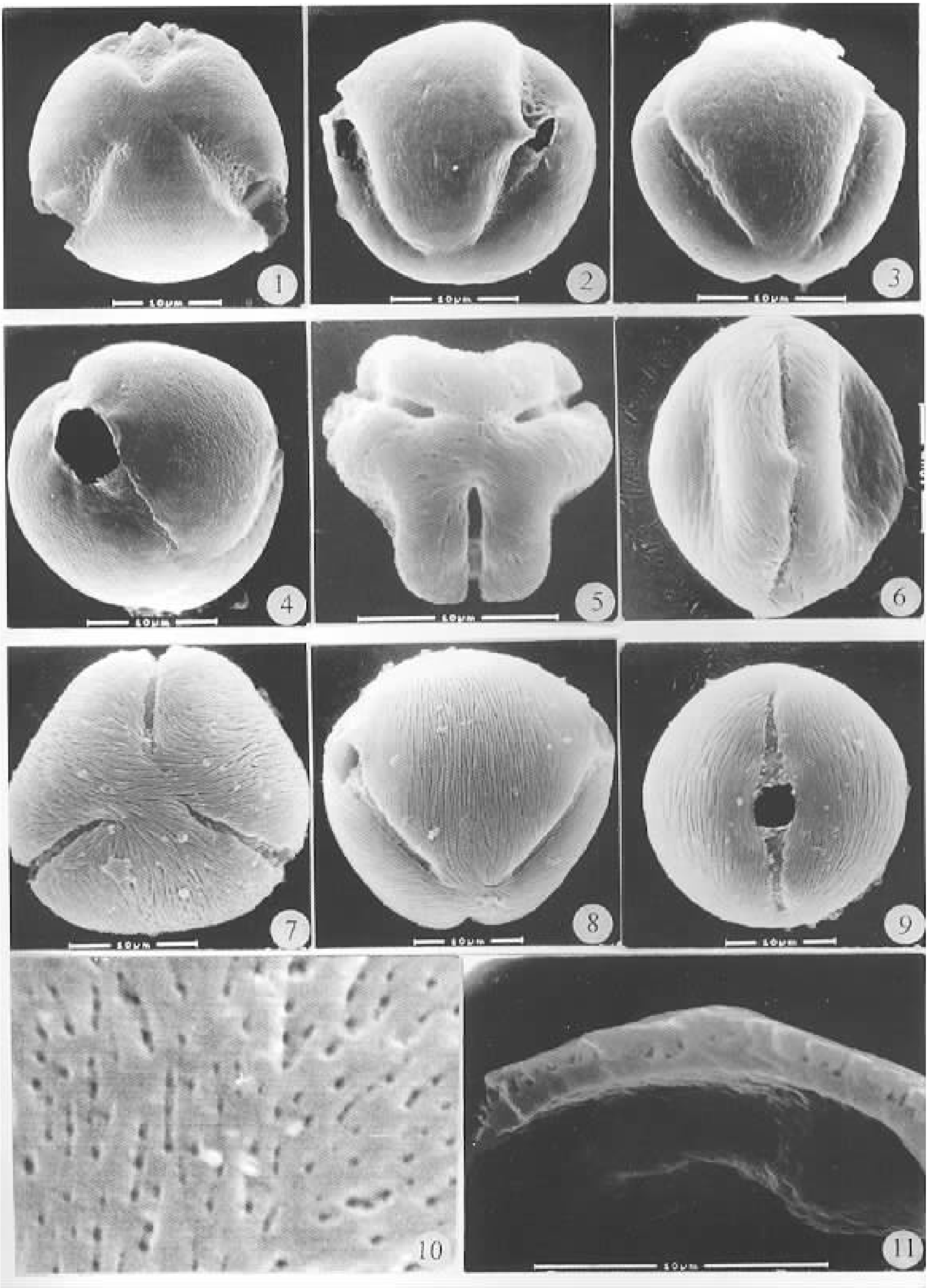
Dichotomanthes tristaniaecarpa Kurz 的花粉形态曾有过两个不相一致的报道，王伏雄等（1991）报道其花粉具3～4沟、外壁纹饰为“花粉表面具模糊的条纹状至网状雕纹”。应俊生等（1993）报道其花粉为三孔沟，表面具穴状纹饰。由于牛筋条属存在系统位置的争议，这一特征对其系统位置的判断至关重要。为此我们研究了该属下目前所有的两个分类单位，原种 *D. tristaniaecarpa* 和光叶变型 *D. tristaniaecarpa* f. *glabra* 的花粉形态，结果发现二者的形态完全一致：近球形至长球形花粉，三孔沟（未观察有到四沟的变化），外壁为细条纹－穴状，与前两个报道不完全一致。

我们在进行牛筋条属花粉形态研究时曾考虑，以往的两个报道不相一致，是否与其所观察材料的发育时期有关。因 Masamichi（1980）曾研究百合科 *Hemerocallis* 花粉粒处于不同发育时期的外壁纹饰变化，发现花粉粒在不同发育阶段，纹饰变化很大。为慎重起见，我们观察了花粉粒从脱离四分体胼胝质膜开始至成熟二核花粉粒不同发育时期的花粉形态，发现外壁纹饰未见变化，仅花粉体积随成熟度的增加而增大。而我们从发育角度研究的另一种植

物 *Prinsepia utilis*，其花粉粒刚脱离四分体时形状和成熟花粉明显不同，成熟花粉极面观为三裂圆形，赤道面观为圆形，外壁具清晰的平行条纹；幼嫩花粉粒的形状很特别，极面观为深三裂圆形（蝶形），赤道面观亦可见花粉在两条沟之间下陷而沟部外突，明显为具角萌发孔花粉，花粉体积也较成熟者小，外壁纹饰也不如成熟者清晰，但不存在根本性差异。两种植物的花粉在不同成熟期体积均存在明显差异，这提示我们注意在应用花粉的大小来进行本科植物分类时要慎重。研究结果也显示，Rosaceae 的此二类群花粉外壁纹饰在不同发育期的变化不似百合科 *Hemerocallis* 那样明显，应用外壁纹饰进行分类时比较可靠。

既然 *Dichotomanthes* 的花粉形态得到明确，那我们从孢粉学的角度来分析一下它的系统位置。首先，由于李亚科的花粉从外壁纹饰来看均为条纹状，是一个单系发生的类群，这一点在 Prunoideae 的花粉形态讨论中已经涉及（周丽华等，1999a），而牛筋条的花粉外壁纹饰在扫描电镜下观察为条纹–穴状，与 Prunoideae 单纯的条纹状相差甚远，故花粉形态证据不支持将 *Dichotomanthes* 归入 Prunoideae。花果形态也表明：尽管牛筋条属心皮数为 1，子房为上位，使其在花期花器官结构与 Prunoideae 一致。但心皮单数、上位子房这一特性在 Rosaceae 的多个亚科不同类群中都有出现（俞德浚等，1974，1985，1986）。且 *Dichotomanthes* 在果实结构上与 Prunoideae 完全不同，Prunoideae 的果实为核果，心皮在果期肉质肥厚，且明显分为外、中、内三层；而 *Dichotomanthes* 的果实为拟梨果，心皮在果期干燥坚硬。所以，花果的形态特征同孢粉学证据导出的结论相一致。与此同时，细胞学研究结果也不支持将 *Dichotomanthes* 归入 Prunoideae 之下（周丽华等，待发）。其次，关于 Gladkova（1969）等主张将 *Dichotomanthes* 另立亚科的观点，从孢粉学研究结果来看，整个蔷薇科的花粉近球形至长球型，三孔沟，仅少数类群有合沟或周沟的情况，其中花粉的外壁纹饰在分类上意义最大，*Dichotomanthes* 的花粉外壁纹饰为条纹–穴状。在整个 Rosaceae 中，Spiraeoideae，Rosoideae，Maloideae 等 3 个亚科均存在类似的纹饰（周丽华等，1999b，1999c，1999d）。但 Spiraeoideae，Rosoideae 两个亚科的花粉同 *Dichotomanthes* 相比通常大小悬殊，同时在生殖器官形态结构方面 *Dichotomanthes* 与 Spiraeoideae，Rosoideae 的成员具有较大差异。但 *Dichotomanthes* 与 Maloideae 的花粉相比较，从外壁纹饰到花粉大小都很接近。这表明花粉形态支持 *Dichotomanthes* 与 Maloideae 有较近缘的关系，尤其是 Maloideae 的多数成员如 *Cotoneaster*，*Pyracantha*，*Crataegus*，*Osteomeles*，*Photinia*，*Eriobotrya*，*Raphiolepis*，*Sorbus*，*Cydonia* 和 *Amelanchier*，在花粉特征及外壁纹饰上同 *Dichotomanthes* 极为相似，故孢粉学证据支持将 *Dichotomanthes* 置入 Maloideae 下而不支持将其另立为亚科 Dichotomanthoideae。这与细胞学、形态学等证据得到的结果是一致的（周丽华等，待发）。

关于 Rosaceae 的可能性起源存在如下观点，一种观点（Hutchinson，1964；俞德浚，1984）认为 Rosaceae 和 Dilleniaceae 具有某些共同特征，两者可能起源于共同祖先；另一种观点认为 Rosaceae 通过 Spiraeoideae 中的最原始类群同虎耳草目中的 Cunoniaceae 相联系（Takhtajan，1997，1980，1959）。如前所述，*Prinsepia utilis* 的花粉粒刚脱离四分体时形状和成熟者明显不同，成熟花粉极面观三裂圆形，赤道面观圆形，而幼嫩花粉粒的形状很特别，极面观为深三裂圆形（蝶形），赤道面观亦可见花粉在两条沟之间下陷而沟部外突，明显为具角萌发孔花粉。植物的个体发育在很大程度上反映着系统发育，发育生物学特征更能反映系统发育过程中大类群间的亲缘关系，因此 *Prinsepia utilis* 在雄配子体发育过程中表现



See explanation at the end of text

出的这一特征有可能是祖征。兼之以往曾有过这样的报道（额尔特曼著，王伏雄，钱南芬译，1962）：Cunoniaceae 下的两个类群 *Geissois montana* 和 *Cunonia capensis*，其花粉极面观亦为深三裂圆形（蝶形），具角萌发孔花粉。故花粉形态特征显示 Rosaceae 可能和虎耳草目中的 Cunoniaceae 有一定的系统关系，值得以蔷薇科中的原始类群从发育的角度对孢粉学作进一步的研究。

致谢：本研究承蒙中国科学院昆明植物研究所樊熙楷高级工程师协助进行扫描电镜观察和照相。

图版说明（Explanation of Plate）

Plate I. 1～2. *Dichotomanthes tristaniaecarpa* f. *glabra*. 3～4. *Dichotomanthes tristaniaecarpa*. 5～6. Young pollen grain of *Prinsepia utilis*. 7～9. Mature pollen grain of *Prinsepia utilis*. 10～11. *Dichotomanthes tristaniaecarpa*.

参 考 文 献

王伏雄，钱南芬，张玉龙等，1991. 中国植物花粉形态〔M〕. 北京：科学出版社

吴征镒，1991. 中国种子植物属的分布区类型〔J〕. 云南植物研究，增刊 IV：1～139

周丽华，韦仲新，吴征镒，1999a. 国产蔷薇科李亚科的花粉形态〔J〕. 云南植物研究，**21**（2）：207～211

周丽华，韦仲新，吴征镒，1999b. 国产蔷薇科绣线菊亚科的花粉形态〔J〕. 云南植物研究，**21**（3）：303～308

周丽华，韦仲新，吴征镒，1999c. 国产蔷薇科蔷薇亚科的花粉形态〔J〕. 云南植物研究，**21**（4）：455～460

周丽华，韦仲新，吴征镒，2000. 国产蔷薇科苹果亚科的花粉形态〔J〕. 云南植物研究，**22**（1）：47～52

额尔特曼著（王伏雄，钱南芬译），1962. 花粉形态与植物分类〔M〕. 北京：科学出版社，110～111

俞德浚，陆玲娣，谷粹芝等，1974. 中国植物志第 36 卷〔M〕. 北京：科学出版社

俞德浚，陆玲娣，谷粹芝等，1985. 中国植物志第 37 卷〔M〕. 北京：科学出版社

俞德浚，陆玲娣，谷粹芝等，1986. 中国植物志第 37 卷〔M〕. 北京：科学出版社

俞德浚，1984. 蔷薇科植物的起源和进化〔J〕. 植物分类学报，**22**（6）：431～444

Gladkova V N，1969. On the systematic positon of the genus *Dichotomanthes* Kurz〔J〕. *Bot Z Leningrad*，**54**（3）：431～435

Gladkova V N，1972. On the origin of the subfamily Maloideae〔J〕. *Bot Zhurn*.，**57**：42～49

Hemsley W B，1886. An enumeration of all the plants known from China proper，Formosa，Hainan，Corea，the Luchu Archipelago and the island of Hongkong，together with their distribution and synonymy. Part Ⅱ〔J〕. *Jour Linn Soc*，**23**：307

Hutchinson J，1964. The Genera of Flowering Plants，1〔M〕. Oxford：Clarendon Press

Kurz S，1873. On a few new plants from Yunan [sic!]〔J〕. *Jour Bot Brit & For*，11：193～196. Pl. 133

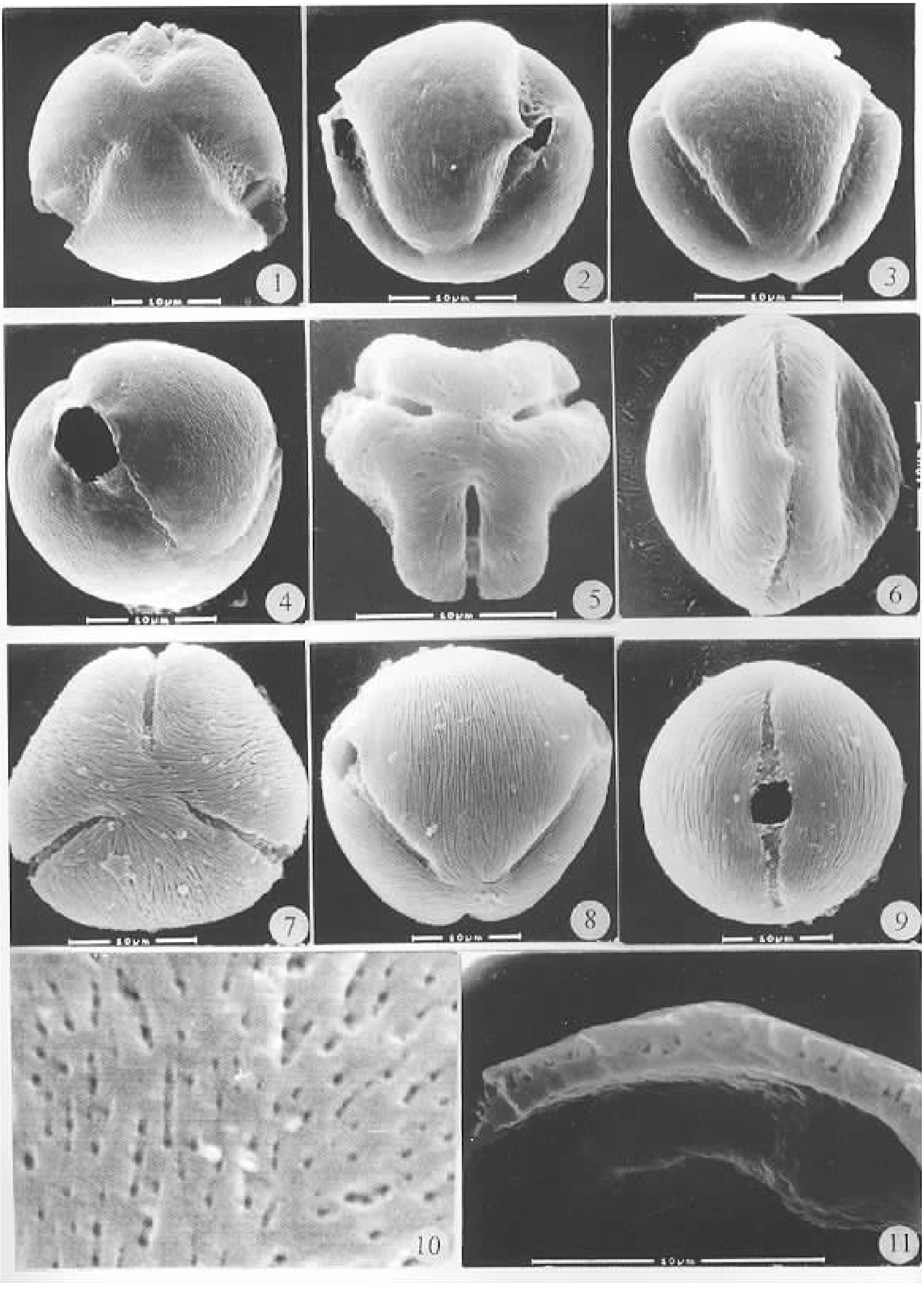
Masamichi Takahashi，1980. On the development of the reticulate structure of Hemerocallis pollen（Liliaceae）〔J〕. *Grana*，**19**：3～5

Rehder，1915. Subfam. Prunoideae〔M〕. Sarg. Pl. Wils. **2**：344～345

Takhtajan A，1995. Dictionary of generic names of Seed Plants〔M〕. Columbia Univ. Press

Takhtajan A L，1997. Diversity and Classification of Flowering Plants〔M〕. Columbia Univ. Press

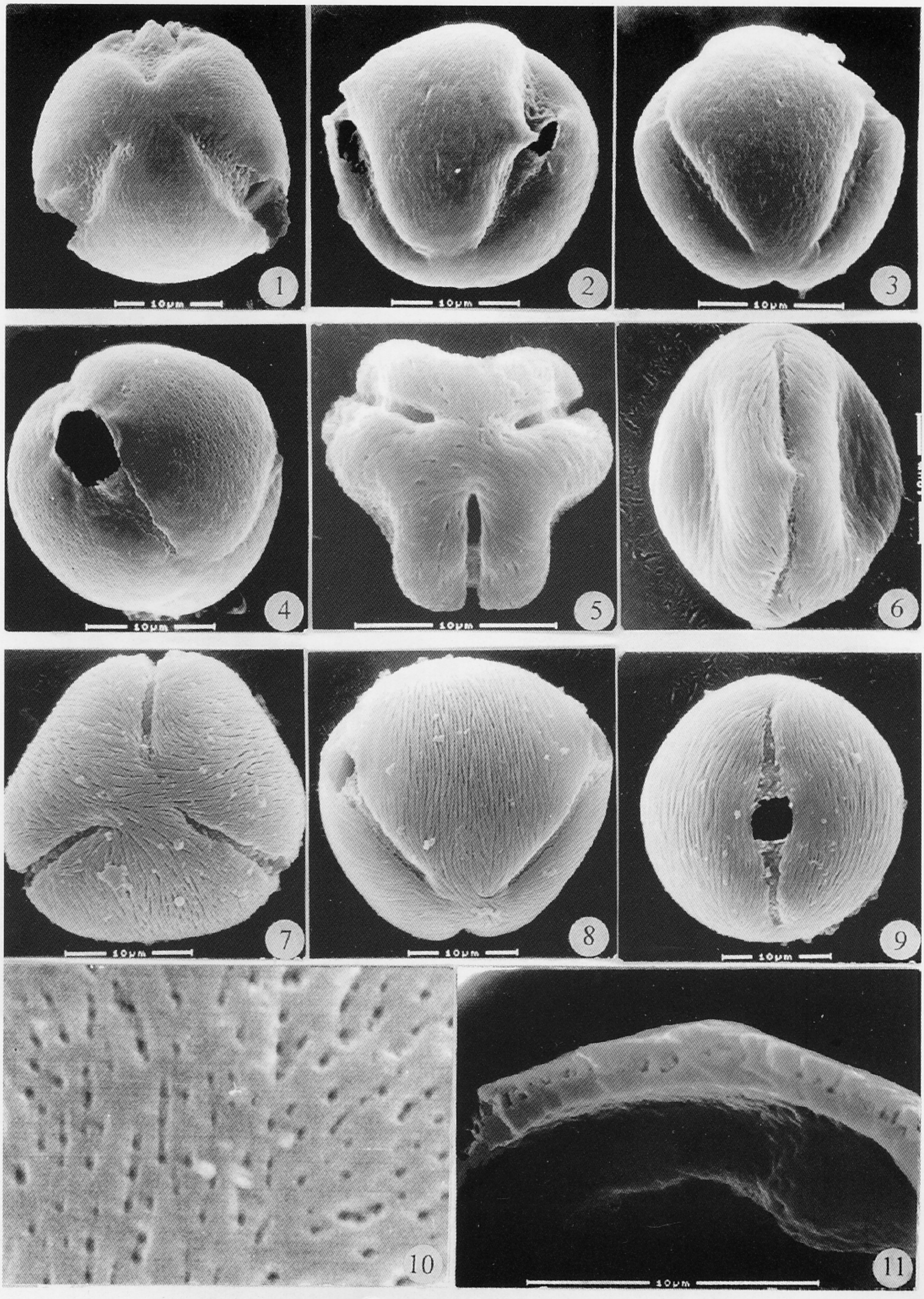
Ying Y S，Zhang Y L，David E B，1993. The Endemic Genera of Seed Plants of China〔M〕. Beijing：Science Press



See explanation at the end of text

周丽华等:中国特有属牛筋条属的花粉形态与其系统位置 图版 I

ZHOU Li-Hua *et al*: Pollen Morphology and Systematic Position of Chinese Endemic Genus *Dichotomanthes* Kurz (Rosaceae) Plate I



See explanation at the end of text